第15卷 第3期 昆 虫 学 报 Vol. 15, No. 3
1966年6月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA June, 1966

东亚飞蝗鼓膜器对于不同方向声刺激的反应*

THE RESPONSE OF THE TYMPANAL ORGAN OF THE ORIENTAL MIGRATORY LOCUST TO THE SOUND STIMULI FROM DIFFERENT DIRECTIONS

陈元光 钦俊德
CHEN YUAN-KUANG & CHIN CHUN-TEH
(中国科学院动物研究所)
(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

腹鼓膜器是蝗虫的主要听觉器官，Pumphrey (1940)、Katsuki 等 (1958, 1960) 和 Autrum 等(1961)曾用电生理方法研究过此器官对不同方向声刺激的神经电位反应，从而确定蝗虫有辨识声音方向的能力。Pumphrey 用离体鼓膜器作为研究材料，测定了鼓膜器对各种投射方向声音的反应阈值，证明此器官具有方向性，并且对由鼓膜內侧和外侧射来的声波都能感受。Autrum 等以整体蝗虫的鼓膜器进行了类似的试验，见到当声源的方向改变时听神经反应的电位振幅有所不同：当声源与被测鼓膜器垂直时反应电位最大，声源向虫体前端或后端移动时反应电位有所减弱，在对侧时更弱，但当声源跟对侧鼓膜器垂直时电位略微增大。Pumphrey 和 Autrum 等都认为蝗虫鼓膜器是一种对位移 (displacement) 敏感的感受器。Katsuki 等以不同频率的声音从不同方向刺激蝗虫身体两侧的鼓膜器，他们见到声刺激的投射角不同时两侧鼓膜器的反应阈值不同，当声音频率到超声时阈值差更大。

Autrum 在测定时蝗虫的腹部向上，并将翅、前肢和中肢切除，这多少使蝗虫处于一种与正常情况相去较远的状态。本工作中进行了类似的测定，但蝗虫除胸部腹面的切口外其它部分保持完整，并使它在测定时保持正常的姿势。所用的材料为实验室內饲养的东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* Meyen，选用羽化后三星期以上的雌成虫。虫体腹面向下固定在一块长7厘米、宽5厘米、厚2毫米的有机玻璃板上，胸部腹面正对着板上的开孔，使胸部露出便于动手术和安装电极。板的下面有接线柱两个，用来固定电极和引出导线，导线跟603型电生理示波器(中国科学院仪器二厂制)的输入端连接。虫体固定稳妥后在胸部腹面处切开一口，剪去一侧中、后胸的基腹片，除去组织和脂肪，露出后胸神经节，找到1背神经。用直径为0.8毫米的不锈钢钩形电极将此神经挑起，使它离开体液，再切断神经的近侧端使神经悬掛在电极上。无关电极置于切口处的体液內，用凡士林封住整个切口，以防止神经干涸和体液顺着电极下流。然后将有机玻璃板固定在划分有各个角度分度，直径为10厘米的木圆盘上，虫体纵轴与鼓膜器所在位置处横轴的交点正放在圆心处。此时虫体在上，电极在下，并且虫体基本上保持有正常的站立姿态，旋转圆盘卽可变换虫体与声源的相对位置。

使用频率为5千赫、声強固定的纯音作为声刺激。由标准音频信号发生器产生正弦波信号，输入电子开关调制成持续时间约为50毫秒的单脉冲，再经功率放大后由直径为

* 本文承陈宁生同志的大力协助才得以顺利完成，特于此表示谢意。

55 毫米的纸盆扬声器放声。电子开关的开启跟示波器时间基线的扫描信号同步。扬声器密封于木盒内；盒壁中空充有锯屑，厚度为 2.5 厘米。在扬声器的正面用木块作成一长 7 厘米的圆锥形孔道，孔道基部直径为 5 厘米，开口处直径为 1.3 厘米，内壁衬有毡呢，由此造成一方向性较强的声束，孔道的开口正对着木盘的边缘。

木圆盘共旋转 16 个角度，以声源朝向蝗虫头部为 0°，朝向尾端为 180°、声源在被测鼓膜器的同侧跟体纵轴垂直时为 90°，而声源在对侧垂直时为 270°。为了避免由于鼓膜器适应和神经逐渐死亡可能引起的误差，每换一角度其间相隔三分钟。每个角度连续刺激三次每次间隔二秒。试验的程序为间隔一个角度依次进行；所以测完所有的角度木圆盘必须旋转两圈，旋转的方向为 0°、315°、270° ……。试验结果照相记录，在同一底片上记录同一角度，连续三次刺激所产生的电位反应。试验在室温（30° ± 1.5℃）中进行。

当悬挂神经的电极离开体液后，即可在示波管上见到由于实验室噪声所引起的鼓膜神经冲动，和由背神经的另一条分枝传来的冲动。但这两者可以很容易地区分开来：由鼓膜神经来的冲动频率较高，幅度较小，冲动的频率和振幅随着环境内噪声的強弱相应地有所变化；而由分枝来的冲动振幅甚大，频率很低，并且当给予较強的声音刺激时受到抑制，在照相记录內看不到它相应的冲动波，只是偶而由于虫体挣扎而有所影响（见图 1，250° 的照片）。在同一角度的三次记录內看不到神经适应的情况。但由于存在有自发性节律影响了三次结果的一致性，所以电位振幅的变动并非十分规律的。在不同角度的记录內，也可看到由于这种自发性节律，而影响了相邻近角度电位振幅差异的规律性。

由鼓膜神经所引导的冲动见图 1 的照片。但这只为反应开始的几个冲动波，相当于 Haskell（1961）用非洲飞蝗所测得的在一连串冲动前缘的"给声效应"。图 1 內电位变化的曲线（实线）是根据冲动出现后第一次达到正的高峯的振幅来绘成的，为 17 头雌虫的平均数。由图表和照片（为一头雌虫的结果）可以见到：电位在 90° 时最大；270° 时最小；靠近头部处各点比尾端相对应的各点略小，但甚不显著。潛伏期的变化（虚线）则刚好与此相反：90° 时最短，为 4.2 毫秒；270° 时最长，为 5.3 毫秒；两者相差 1.1 毫秒。此结果表明当声源跟鼓膜器垂直时鼓膜器最为敏感，当声源转向被测鼓膜器的背侧时最不敏感。本文所得的结果跟 Pumphrey（1940）和 Autrum 等（1961）的有些相似。所不同处为当声音由被测鼓膜器的背面（对侧）射来时，他们测得反的曲线高峯，而本文测得的是略为最低值。这可能由于 Pumphrey 用的是离体鼓膜器。Autrum 用的虽是处在整体蝗虫上的鼓膜器，但将标本的翅及前、中足全部切除，并且虫体背面向下腹面向上。而本工作表明由翅、附肢以及声音由地面的反射，都可能造成类似高等动物外耳的作用，使鼓膜器更具有方向性。当声音入射角度变换时，射到鼓膜器上的声音強度、到达的时间和相位亦随之而变。但是由于虫体很小，鼓膜器由 90° 转到 270° 时，跟声源相隔的距离只增加 7 毫米左右。因此由于声音相位不同而引起电位变化的可能性甚小。Suga（1963）认为昆虫的鸣声为脉冲列，能造成完全是重复性的刺激，因此昆虫能够辨别各个声刺激到达的时间差，而且在声源定位时是起一部分作用的。但由本试验的结果来看，声音到达的时间差只有 0.02 毫秒，跟由声強所引起的潛伏期的差异 1.1 毫秒来比是很短的。所以不论蝗虫用单个鼓膜器，或是用两个鼓膜器的感觉输入作为定位的依据，都无法辨别如此短促的时间差别。有理由认为蝗虫对声源定位的主要依据，是由声強差所引起的鼓膜器反应电位振

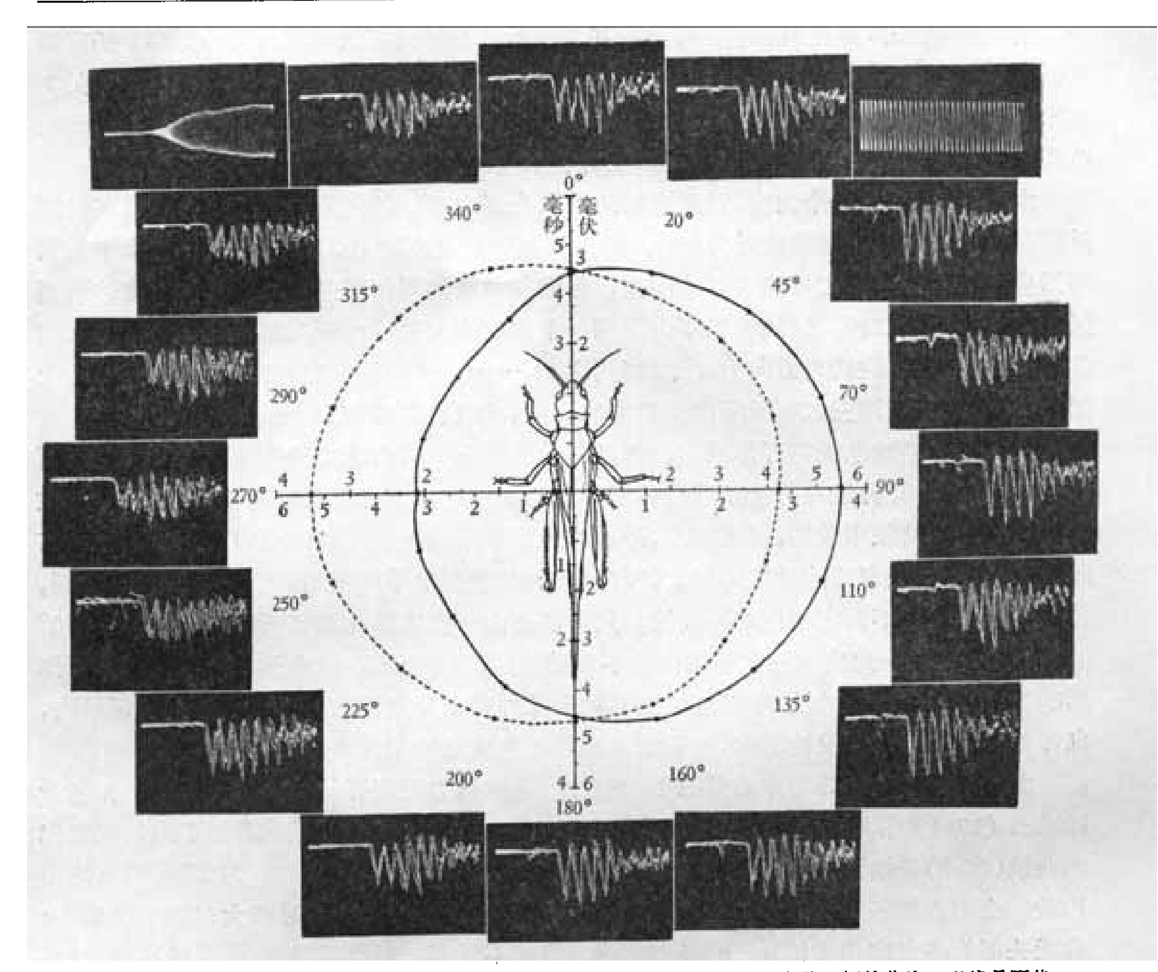


图 1　鼓膜神经电位与声刺激投射方向的关系图：图中实线是右侧鼓膜神经电位振幅的曲线，虚线是潜伏期的曲线，都是 17 头雌虫的平均值；图中照片是鼓膜处于各相对应的投射角时，在示波管上所摄得的三次电位反应，为一头雌虫的结果。

幅大小和潜伏期长短的差异。

蝗虫的鼓膜器着生在腹部两侧，对于由虫体侧面和侧后面来的声音更为敏感些；在进化过程中这种发展看来对种族的保存有一定的意义。可能由于蝗虫的头部不能向后转动，所以对于由侧面和后面来临的危险，头部的各种感受器较难感觉。而当捕食者或配偶站在它的侧面时，所见到的面积最大并最易发现它。所以鼓膜器的存在使它的感觉能力提高，从而能更好地适应复杂的环境。

参　考　文　献

Autrum, H., J. Schwartzkopff & H. Swoboda 1961 Der Einfluss der Schallrichtung auf die Tympanal-Potentiale von *Locusta migratoria* L. *Biol. Zentr.* **80**:385—402.

Haskell, P. T. 1961 Insect sounds. Chicago, Quadrangle Books.

Katsuki, Y., & N. Suga 1958 Electrophysiological studies on hearing in common insects in Japan. *Proc. Japanese Acad.* **34**(9):633—8.

Katsuki, Y. & N. Suga 1960 Neural mechanism of hearing in insects. *J. Exp. Biol.* **37**(2):279—90.

Pumphrey, R. J. & A. F. Rawdon-Smith 1936 Sensitivity of insect to sound. *Nature.* 139:990.

Pumphrey, R. J. 1940 Hearing in insects. *Biol. Rev.* **15**:107—132.

Suga, N. 1963 Central mechanism of hearing and sound localization in insects. *J. Insect Physiol.* **9**(6): 867—73.